(Aus der Ornithologischen Abteilung der Zoologischen Staatssammlung München,
Dir. Dr. W. Forster)

Struktur einer Brutpopulation von *Sylvia communis*

von GERD DIESSELHORST

Brutpopulationen von Vögeln können sehr verschiedene Struktur aufweisen. Der auffallendste Unterschied besteht zwischen lokal konzentriertem Koloniebrüten und zerstreut territorialem Einzelbrüten. Dieser Beitrag soll auseinandersetzen, daß es auch bei territorialen Einzelbrütern erhebliche Unterschiede im Aufbau einer Population gibt.

Material und Methode

In den Jahren 1947 bis 1951 mit zusätzlichen Beobachtungen von 1952 bis 1954 habe ich bei Fürstenfeldbruck in Oberbayern eine lokale Population der Dorngrasmücke untersucht. Einige Ergebnisse meines Mitarbeiters Karl Popp in Memmingen wurden mit verwertet. Die Vögel waren teilweise bunt beringt. Doch wurde die Untersuchung nicht als Hauptaufgabe betrieben, sondern neben der gleichzeitigen Beschäftigung mit einer Population der Goldammer im gleichen Gebiet. So sind die gewonnenen Resultate unvollständig und bedürfen des weiteren Ausbaus.

Immerhin lassen sich einige Sachverhalte bereits deutlich erkennen. Hier seien lediglich die Ergebnisse über die Struktur der Brutpopulation kurz zusammengefaßt.

Im Lauf der Studie wurden (in Fürstenfeldbruck) 189 adulte Dorngrasmücken farbig beringt, 200 belegte Nester gefunden und großenteils bis zum Ausgang der Brut kontrolliert. Das Beobachtungsgebiet umfaßte etwa 70 ha Wiesengelände mit kleinen Gehölz- und Gebüschgruppen, Buschreihen, einzelnen Bäumen und Büschen entlang dem kleinen Fluß Amper. Neben Goldammer (*Emberiza citrinella*) und Fitis (*Phylloscopus trochilus*) war die Dorngrasmücke der häufigste Vogel. Das Gelände mit seinen vielen niedrigen Gebüschen kam den Bedürfnissen der Dorngrasmücke außerordentlich entgegen. Wegen der starken Aufteilung der als Bruthabitat geeigneten Fläche durch freie Wiesen erwies sich das Gebiet auch für die Klärung der hier behandelten Fragen als besonders geeignet.

Einleitung

Die Dorngrasmücke verbringt in Südbayern nur etwa 3½ Monate, als obere Grenze 4 Monate im Brutgebiet. Die übrigen 8—8½ Monate befindet sie sich auf dem Zuge und im afrikanischen Winterquartier. Dennoch ist die kurze Brutphase von kritischer Bedeutung für die Existenz der Art, da in ihr die Produktion der Nachkommen gesichert werden muß. Unter Struktur der Brutpopulation sei hier die raumzeitliche Gliederung der sie zusammensetzenden Individuen verstanden.

Da in der Brutphase während eines einzelnen Zyklus (Nestbau bis Ausfliegen der Jungen) das Paar an den Standort des Nestes gebunden ist, muß im Bereich des Aktionsradius der Adulten um den Ort des Nestes ausreichend beschaffbare Nahrung für die Adulten und ihre Jungen vorhanden

sein. Die Struktur der Brutpopulation wird dementsprechend irgendwie von der Menge, Verteilung und Art der Nahrung im Habitat und vom Aktionsradius der Individuen beeinflußt werden.

Die Nahrung in der Brutzeit stellen fast ausschließlich Insekten und einige andere Evertebratengruppen wie Spinnen, unter den Insekten vorwiegend Lepidopteren, Dipteren, Hymenopteren, Coleopteren und deren Larven (Siefke 1962). Das deckt sich mit den eigenen Eindrücken und gelegentlichen Feststellungen. Späte Bruten werden zum Teil mit Beeren ernährt (Popp, mündlich). Die Verteilung des tierischen Nahrungspotentials im Habitat ist (vereinfacht) angenähert gleichmäßig, jedenfalls eher gleichmäßig als an einzelnen Orten konzentriert und an anderen fehlend. Als Nahrungshabitat kommen Büsche, nicht zu hohe Bäume, die Krautschicht und bei hohem Wuchs auch die Gras- und Krautschicht des offenen Geländes in Frage, z. B. auch Getreidefelder. Der normale Aktionsradius der Individuen bei der Nahrungsbeschaffung für eine Brut übersteigt nicht wesentlich 100 m um das Nest, gewöhnlich ist er geringer.

In der Brutzeit ist die Dorngrasmückenpopulation nach dem Muster des territorialen Einzelbrütens verteilt. Es entsteht durch diesen Verhaltensmodus eine Verteilung der Paare in der als Bruthabitat nutzbaren Fläche, die von einer Zufallsverteilung in der Richtung auf eine gleichmäßige Verteilung abweicht. Einzelheiten des Habitats, des Verhaltens der Vögel und wahrscheinlich auch der Menge und Verteilung der Nahrung bedingen mehr oder weniger große Abweichungen von der gleichmäßigen Verteilung, die durch das Modell des Territorialverhaltens bei hoher Populationsdichte, gleichartig strukturiertem Habitat und gleichmäßig verteilter Nahrung angestrebt wird.

Die Territorien

Über die Struktur des einzelnen Territoriums sei hier nur so viel gesagt, daß jedes ♂ sein einmal gewähltes Revier gegen andere ♂ verteidigt. Territoriale Auseinandersetzungen zwischen zwei ♂ wurden öfter beobachtet. Im Versuch mit einer Reusenfalle, die einen männlichen Lockvogel enthält, läßt sich jederzeit demonstrieren, daß ein revierbesitzendes ♂ ein fremdes ♂ durch Hacken auf den Kopf tötet, sobald dieses nicht die Möglichkeit hat zu entweichen. Dabei tritt sofortiger Dominanzwechsel ein, wenn ein im eigenen Revier eben noch dominantes ♂ in der Reusenfalle in ein anderes Territorium gebracht[1]) wird.

Sofort nach der Ankunft im Brutgebiet beschränkt ein ♂ seine Bewegungen auf einen Teil des Geländes, in dem es sich niederlassen will. In den ersten Tagen durchstreift es ein größeres Areal als ein normales Territorium. Dann konzentriert sich seine Aktivität auf ein kleineres Gebiet, ungefähr von der Größe eines Territoriums, und wird zugleich auffälliger

[1]) Der Vorgang des Fangens in einer geeigneten Reusenfalle wird vom Vogel überhaupt nicht bemerkt und versetzt ihm infolgedessen keinen Schock, der den Dominanzwechsel bewirken könnte.

durch vermehrtes Singen. Das ♂ beginnt nun gewöhnlich sehr bald mit dem Bau eines Nestes.

Die Funktion des Gesanges besteht wesentlich im Anlocken eines ♀. Dafür sprechen sehr deutlich zwei Tatsachen, das Aufhören oder der quantitativ sehr stark verminderte Ausstoß von Gesang sofort nach dem Auftauchen eines ♀ im Territorium und das sofortige Wiederaufleben intensiven Singens nach dem Verlust des ♀ durch ein beliebiges Ereignis, Abwanderung oder Tod.

Das Territorium ist von Anfang an nicht unbedingtes Nahrungsterritorium, obwohl ein großer Teil der Nahrung meistens darin gesammelt wird. Wenn günstige Nahrungsplätze in der Nähe außerhalb des Territoriums vorhanden sind, werden sie zeitweise regelmäßig aufgesucht. Die Vögel überfliegen dabei auch fremde Territorien und können sich darin zu kurzer Rast niederlassen. Das eigentliche Territorium beschränkt sich in der Regel auf einen Komplex der Vegetationsform, die das Bruthabitat bildet, und dessen nächste Umgebung.

Im Untersuchungsgebiet betrug die Größe vieler Territorien um 3000 m^2. Es gibt kleinere Territorien, wenige waren größer als 5000 m^2, während die ♂ in den Tagen vor der endgültigen Reviergründung ein Gebiet von gut vier Hektar durchstreifen. Zuweilen fällt zwischen dieses Stadium und die Beschränkung auf ein endgültiges Brutrevier die meistens kurz dauernde Beanspruchung einer Art von Vorrevier, in dem schon öfters gesungen wird.

Das Aufgeben eines besetzten Territoriums durch ein ♂ kann auf verschiedene Weise geschehen. Ein ♂ kann aus einem Territorium, in dem es kein ♀ bekommen hat (oder auch nach dem Verlust einer Brut), nach kürzerer oder längerer Zeit (vgl. Tab. 3) plötzlich verschwinden. Nach einer erfolgreichen Brut kann das ♂ mit den flüggen Jungen allmählich die Bindung an sein Territorium aufgeben. Das geschieht wahrscheinlich dadurch, daß die Jungen dem ♂ auf seinen Nahrungsflügen aus dem Territorium heraus folgen und dann dort gefüttert werden, wo sie sich gerade befinden. Territorien, die bis zum Ende der Brutphase besetzt sind, werden fast unmerklich durch Lockerung des territorialen Verhaltens aufgegeben. Diese Phase fällt gewöhnlich zusammen mit dem Beginn der Vollmauser der Adulten, die an günstigen Orten in der Umgebung des Territoriums (auch in diesem selbst) absolviert wird. Während der Mauser kann sich der Vogel in einem Areal von wahrscheinlich einigen Quadratkilometern bewegen, er ist jedenfalls nicht an einen so eng begrenzten Raum gebunden wie das Territorium der Brutphase.

Die Eigenart der Geländebeschaffenheit im Untersuchungsgebiet bedingte es, daß viele Dorngrasmückenterritorien von Jahr zu Jahr immer wieder am gleichen Ort lagen und oft auch fast die gleichen Grenzen hatten. Das gilt auch für die Neubesetzung von Territorien durch ein anderes ♂ im Lauf einer Brutphase. Deswegen wird hier zuweilen davon gesprochen, daß ein Territorium nacheinander von verschiedenen Individuen besetzt war. Die Ausdrucksweise ist nur wegen dieser Besonderheit zulässig.

Alle in diesem Abschnitt zusammengefaßten Tatsachen können aus dem Untersuchungsmaterial belegt werden.

Die Brutpopulation

Territoriale Verteilersysteme in Vogelpopulationen werden in der Regel so verstanden, als besetze ein ♂ oder ein Paar ein bestimmtes Territorium und halte es mit geringfügigen Schwankungen oder Verlagerungen für die Dauer einer Brutphase, bei nicht ziehenden Arten unter Umständen länger. Dieses innerhalb einer Brutphase relativ starre Schema zeigen in typischer Weise viele Emberiziden. Es trifft nicht auf *Sylvia communis,* wahrscheinlich auch nicht auf viele andere territoriale Arten zu.

Das Territorialsystem der Dorngrasmücke in der Brutphase wird bei der gleichen Verteilerfunktion für die Population durch viel gößere Unstetigkeit und Instabilität der Positionen der einzelnen Individuen gekennzeichnet. Für eine lokale Goldammerpopulation kann, abgesehen von den in der Brutphase meist geringen Verlusten an Adulten, für einen längeren Zeitabschnitt die Zahl der Paare und der unverpaarten ♂ ermittelt werden. Bei der Dorngrasmücke ist das allenfalls für wenige Tage möglich, denn die Regel sind hier dauernde Veränderungen durch das Verschwinden von Individuen aus ihren Territorien und durch das Auftauchen von neuen Individuen in alten Territorien und an bisher nicht besetzten Stellen. Dieser Vorgang drückt sich in der Zahl der insgesamt in einer Brutphase dauernd oder vorübergehend besetzten Territorien aus, die weit größer ist als die Zahl der zu irgendeiner Zeit während der Brutphase gleichzeitig im Gesamtareal anwesenden ♂ oder Paare. In Tab. 1 sind diese Zahlen für vier Jahre angegeben und der Zahl der Territorien gegenübergestellt, in denen mindestens ein Brutversuch gemacht wurde. Die Zahlen sind wegen der eingangs gemachten Einschränkung über die Art der Untersuchung nicht ganz exakt. Sie sind aber genau genug, den Trend zu treffen und zu zeigen, daß insgesamt in einer Brutsaison an viel mehr Stellen vorübergehend ein Territorium besteht, als jemals Brutpaare in dem betreffenden Gebiet vorhanden

Tab. 1. Zahl der in vier Jahren zu irgendeiner Zeit während der Brutphase besetzten Dorngrasmücken-Territorien, Zahl der Reviere, in denen mindestens ein Brutversuch stattfand, und Zahl der am 15. Mai gleichzeitig besetzten Territorien. Die Zahlen für 1949 und 1951 sind unvollständig, in Klammern die geschätzten Grenzen des wahren Wertes.

Jahr	Territorien insgesamt	mindestens 1 Brut-versuch	am 15. Mai besetzt
1947	56—60	30	34
1948	62	35	32
1949	48	16	18 (20—33)
1951	55	32	21 (22—35)

sind. Viele ♂ errichten eben nacheinander an mehreren Stellen für kürzere oder längere Zeit ein Territorium. Der 15. Mai wurde als Datum für die Vergleichszahl von gleichzeitig besetzten Territorien gewählt, da etwa um diese Zeit die Besetzung mit Altvögeln maximal ist. Später nimmt sie bis zum Ende der Brutzeit allmählich wieder ab, da aus verschiedenen Gründen die einzelnen Paare die Brutphase zu ziemlich unterschiedlicher Zeit beenden. Es gibt Paare, die im Juni mit ihrer Brutaktivität aufhören, während vereinzelt noch im Juli Eiablage stattfindet. Spätestes Datum des Legebeginns war der 23. Juli.

Tab. 2 gibt für zwei Jahre die Zahl der am 20. April, 1. Mai, 1. Juni, 1. Juli und 1. August von einem Paar oder einem einzelnen ♂ besetzten Territorien an. Hinzugefügt ist die Zahl für den 20. April von 1949, als besonders zu Beginn der Brutphase intensiv kontrolliert wurde, und für den 1. Juni,

Tab. 2. Zahl der in zwei Jahren am 20. 4., 1. 5., 1. 6., 1. 7. und 1. 8. von einem Paar oder einzelnen ♂ besetzten Territorien; mit zusätzlichen Werten von zwei weiteren Jahren.

Jahr	20. 4.	1. 5.	1. 6.	1. 7.	1. 8.
1947	4	22	29	12	0
1948	10	23	32	20	5
1949	12				
1951			34	27	3

1. Juli und 1. August 1951, als auf dem Höhepunkt und gegen Ende der Brutphase intensiv kontrolliert wurde. Zwischen Anfang Mai und Anfang Juni treten innerhalb einer lokalen Population die meisten brutaktiven Adulten auf; hier werden darunter auch einzelne ♂ verstanden, die ein Territorium besetzt halten.

Unstetigkeit und wechselnde Zusammensetzung der Brutpopulation könnten am besten durch die Zahl der dauernd oder vorübergehend von einem ♂ besetzten Territorien, durch die Zahl der umgezogenen Individuen (Anhang 10—13, 15), die Zahlen der über eine gesamte Brutphase vereinten und der sich vorzeitig trennenden Paare sowie der Neuverpaarungen und die wechselnde Zahl der ledigen ♂ (S. 313 f.) beleuchtet werden. Diese Zahlen sind unvollständig, doch geht für den durch Jahre mit den Vögeln vertrauten Beobachter die Tatsache des ständigen Wechsels dieser verschiedenen Verhaltensweisen aus dem vorliegenden Material deutlich hervor. Ich muß mich darauf beschränken, einzelne Beispiele zu zeigen (Anhang).

Die Zahlen der Tab. 3 sind Mindestwerte, sie mögen in einigen Fällen mit einem Fehler von etwa 5—6 Tagen behaftet sein. Auch die in Klammern beigefügten Zahlen der Besetzung durch nur e i n Paar oder ♂ (im Gegensatz zu verschiedenen nacheinander) sind nur in einigen Fällen exakt,

Tab. 3. Dauer der Besetzung einzelner Territorien durch Paare oder ♂ in Tagen. In Klammern Zahl der nur von einem einzigen ♂ oder Paar für die ganze Zeitspanne besetzten Territorien. In den übrigen lösten sich entweder mehr als ein ♂ oder mehr als ein ♀ im Verlauf der Besetzungsdauer ab.

Tage besetzt	1947	1948	1951
> 100	0	3 (1)	2 (2)
80—99	1	6 (2)	3
60—79	8 (5)	11 (6)	9 (5)
< 10	6[1])	6[1])	1[1])

[1]) Nur durch ledige ♂ besetzt.

in anderen beruhen sie auf vorsichtiger Abschätzung der Umstände. Mit Sicherheit kann aus der Tabelle erschlossen werden, daß im Beobachtungsgebiet Dauerbesetzung eines Territoriums für 100 Tage und mehr ein ziemlich seltenes Ereignis ist. Noch seltener ist eine so lange Besetzung durch ein bestimmtes ♂ oder Paar.

Das ad. ♂ 11 M 1948 hielt ein Territorium vom 30. 4. bis zum 3. 8., nachdem es schon am 28. 4. in einem 100 m entfernten Territorium gesehen worden war, in dem es im Jahr vorher gebrütet hatte. Nach Beendigung der Brutphase zog dieser Vogel zusammen mit seinem ♀ 24 F wieder in das vorjährige Brutgebiet, wo er noch vom 6. bis 17. 8. beobachtet wurde.

Das beringte Paar V 46 1951 blieb in seinem Territorium mindestens vom 30. 4. bis zum 12. 7., möglicherweise etwas länger. Das beringte Paar V 12 1951 hielt sein Territorium vom 27. 4. bis zum 4. 8. Am 13. 8. wurde das ♂ allein einige hundert Meter vom alten Territorium entfernt beobachtet.

So langes Zusammenhalten von Paaren ist bei der Dorngrasmücke Ausnahme, nicht die Regel.

Auf Grund der vorliegenden Ergebnisse kann man sagen, die meisten Dorngrasmückenpaare bleiben innerhalb einer Brutperiode nur für eine Brut in einem Territorium zusammen. War die erste Brut erfolgreich, so macht ein Teil der Paare im gleichen Territorium eine zweite, ausnahmsweise sogar eine dritte Brut (Diesselhorst 1957). Ein Teil der Paare begnügt sich mit einer Brut, bleibt jedoch längere Zeit mit den Jungen im Territorium. Wenige Paare trennen sich nach einer erfolgreichen Brut (Beispiel Anhang, 7, 9, 13), um sich unter Umständen noch einmal neu zu verpaaren.

Ging die erste Brut verloren, so trennen sich die meisten Paare (Anhang, 8, 15 und viele weitere Fälle), um sich nach Möglichkeit neu zu verpaaren. Der abwandernde Partner ist fast stets das ♀. Das ♂ hält nicht selten auch nach einer mißglückten Brut am alten Territorium fest, zuweilen wandert es ebenfalls ab und besetzt ein neues Territorium. Relativ selten trennt sich ein Paar nach einer mißglückten Brut nicht (Anhang, 1).

So gut wie nichts ist darüber bekannt, in welchem Umkreis sich diese Abwanderungen und Neubesetzungen abspielen, da nur die Umsiedlungen beringter Vögel

innerhalb des Beobachtungsgebietes zum Teil erfaßt wurden. Aus dem häufigen Auftauchen unberingter Vögel bis in das Endstadium der Brutphase kann geschlossen werden, daß die Umsiedlung über den Rahmen des Beobachtungsgebietes hinausgeht. Es ist die Frage, ob sie auch über das Gebiet einer in Hör- und Sichtweite zusammenhängenden Lokalpopulation hinausgeht, die im vorliegenden Fall größer als das Beobachtungsgebiet war.

Trotz der hervorgehobenen Unstetigkeit vieler Individuen im Verlauf der Brutphase gibt es bei der Dorngrasmücke jedoch auch die Tendenz, an einem einmal gewählten Territorium festzuhalten. Sie tritt vor allem bei den ♂ in Erscheinung und zeigt sich nicht nur in der immer wieder vorkommenden Dauerbesetzung eines Territoriums durch ein ♂ oder Paar während einer ganzen Brutphase, sondern auch in einigen Fällen in der Ansiedlung im gleichen Territorium oder in dessen Nähe in einem folgenden Jahr.

Auch ein zufälliger Versuch zeigt diese Tendenz. Ein am 29. Mai in einem Territorium gefangenes ♂ wurde nach Haltung im Käfig am 19. Juni zwei Kilometer westlich vom Fangplatz wieder freigelassen. Der Vogel siedelte sich unmittelbar neben seinem früheren Territorium wieder an, wo ich ihn am 14. Juli entdeckte. Genau an diesem Tage verpaarte er sich und begann noch eine Brut, die dann verlorenging.

In einer Brutpopulation von Dorngrasmücken tritt also neben großer Unstetigkeit der Individuen auch ein Trend zu konservativem Festhalten an einem einmal gewählten Platz hervor. Es kann zur Zeit nicht entschieden werden, in welcher quantitativen Beziehung beide Eigenschaften stehen.

Die ledigen Männchen

In einer Dorngrasmücken-Brutpopulation treten zu jeder Zeit während der Brutphase zahlreiche ledige ♂ auf. Es handelt sich dabei nicht um überzählige ♂ oder um solche, die aus sonstigen Gründen nicht brüten, sondern die Erscheinung ist eine Folge der Unstabilität der Brutpopulation. Die Zahl der gleichzeitig anwesenden ledigen ♂ wechselt im Verlauf einer Brutphase dauernd, und es sind nicht immer die gleichen Exemplare. Ihre Zahl beträgt nicht selten ein Drittel der überhaupt anwesenden ♂ und kann zeitweilig noch höhere Werte erreichen, wohlgemerkt nicht nur zu Beginn der Brutzeit, wenn noch nicht alle ♀ aus dem Winterquartier zurück sind, sondern auch auf ihrem Höhepunkt. 1951 verfolgte ich die Zahl der ledigen ♂ genauer. Zu Beginn des letzten Junidrittels waren es mindestens 12, wahrscheinlich 14, unter 30 vorhandenen. Ende des ersten Julidrittels gab es noch 12, aber nicht durchweg die gleichen. Von den 14 Tage zuvor anwesenden waren vier verschwunden oder inzwischen verpaart, und vier waren neu aufgetaucht. Schon Mitte Juli befanden sich kaum noch ledige ♂ in einem Territorium und am 26. Juli nicht eines mehr.

Die durchschnittliche Aufenthaltsdauer eines ♂ im ledigen Zustand in einem Territorium betrug nach 24 genauer verfolgten Fällen (hauptsächlich

1947 und 1951) 20 Tage (1—14 Tage). Der Wert ist ein Minimum, da die Dauer des Aufenthalts in einigen Fällen etwas größer gewesen sein kann. Von den 24 Exemplaren hielten ein Territorium als lediges ♂:

< 10 Tage:	7
10—30 Tage:	13
> 30 Tage:	4

Davon waren:

sicher im gleichen Territorium vorher verpaart:	3
sicher im gleichen Territorium nachher verpaart:	3
im gleichen Territorium weder vorher noch nachher verpaart:	15

ein ♂ war wahrscheinlich vorher und nachher mit verschiedenen ♀ im gleichen Territorium verpaart.

Die unverpaarten, territorialen ♂ fallen dem Kenner sofort durch ihr Verhalten auf. Der Ausstoß an Gesang ist bei ihnen weit größer als bei verpaarten ♂, die in der Regel wenig singen. Alle tagelang auffallend viel singenden ♂ erwiesen sich in der untersuchten Population als ledig. Diese ♂ singen außerdem oft in relativ exponierter Position. Zuweilen durchstreifen sie während des Singens regelmäßig die höchsten Teile der Vegetation im ganzen Territorium, so daß man an einer Stelle warten kann, bis der Vogel wieder vorbeikommt. Auch die ledigen ♂ bauen gewöhnlich nur ein Nest (selten zwei). Das immer wieder angegebene Bauen von Nestanfängen, die nachher unvollständig bleiben (sogenannten Spielnestern), wie bei der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*), kam in der untersuchten Population überhaupt nicht vor, auch nicht in Popps Memminger Gebiet. Vielmehr stellt das ♂ sein einziges Nest bis auf die Haarauskleidung der tiefen Mulde fertig und baut dann noch eine Zeitlang mit sehr geringer Intensität daran weiter. Nachdem das eigentliche Nest fertig ist, beschränkt sich das Weiterbauen auf das Anfügen kleiner Flöckchen von Insektengespinst oder Wolle an den oberen Nestrand. Vom Nestrand ausgehend kann zuweilen die ganze Mulde mit Wolle ausgelegt werden. So „geschmückte" Nester, die im Gegensatz zu den normalen sehr dicht und fest werden können, sind sicheres Anzeichen dafür, daß der Erbauer mehr oder weniger lange warten mußte, bis er ein ♀ fand, oder gegebenenfalls überhaupt unbeweibt geblieben ist. Ein solches ♂ hielt 1947 ein Territorium 41 Tage lang allein und sang dort die ganze Zeit über eifrig. Schließlich bekam es sehr spät (nach dem 17. Juni) noch ein ♀ und zog erfolgreich eine Brut auf.

Wo kommen diese ♂ her? ♂, die von Beginn der Brutzeit an lange unbeweibt bleiben, scheinen nach den noch unzureichenden Unterlagen immer junge Vögel im zweiten Kalenderjahr zu sein, die stets auch das Gros der Population ausmachen. Das heißt aber keineswegs, daß deswegen alle jungen ♂ längere Zeit unbeweibt bleiben. Der Großteil der jeweils vorhandenen ledigen ♂ stammt jedoch offensichtlich von den vielen, meist nach einer mißglückten Brut sich wieder trennenden Paaren.

Die Vögel beider Kategorien müssen zeitweilig ohne Territorien das Gelände durchstreifen, bis sie sich an geeigneter Stelle niederlassen. Dieses nichtterritoriale Durchstreifen des Brutgeländes, an dem natürlich auch ♀ beteiligt sind, geschieht äußerst unauffällig und entzieht sich dem Beobachter für gewöhnlich ganz, da die Tiere hierbei still bleiben. Ein wenig davon entdeckte ich durch einen Zufall.

Am 29. Mai 1951, auf dem Höhepunkt der Brutzeit, fingen wir im Grenzgebiet zweier dicht aneinanderschließender Territorien im Laufe von wenig mehr als einer Stunde neben den beiden Territorieninhabern und einem ♀ noch 5 weitere ♂. Die Identität der meisten konnte später aufgeklärt werden. Zwei waren die Besitzer von weniger als 200 m entfernten Territorien, die hier gelegentlich vorüberflogen, um in einem Getreidefeld Nahrung zu suchen. Eins wurde später als lediges ♂ in einem 300 m entfernten Territorium entdeckt, ein anderes, ebenfalls als lediges ♂, etwa 200 m entfernt.

Ein am 30. Mai im Revier eines beringten Paares gefangenes ♂ tauchte fünf Tage später 500 m entfernt als lediges ♂ auf. Es war unmöglich, durch bloße Beobachtung festzustellen, daß in kurzer Zeit so viele ♂ im Territorium eines Paares auftauchten und meist sehr bald wieder daraus verschwanden. Alle wiederentdeckten Vögel hatten sich später in der Nähe des Fangplatzes angesiedelt.

Zwei Bruten?

Es ist im ornithologischen Schrifttum eine festgefahrene Anschauung, daß eine Art eine, zwei oder drei Jahresbruten mache. Dieses starre Schema gründet sich auf eine gewisse Berechtigung als populationsbiologisches Konzept. Es hat jedoch sehr schwache Stellen. Darauf kann hier nicht eingegangen werden; nur für die Dorngrasmücke sei die Sachlage erörtert.

In einem Teil der durchgehend während einer Brutphase besetzten Territorien finden zwei Bruten statt, in einem anderen nur eine. Aus der Aufeinanderfolge zweier Bruten im gleichen Territorium allein kann nicht mit Sicherheit darauf geschlossen werden, daß beide Bruten vom gleichen Paar stammen. Das kann so sein; etwa fünf Beweise an Ringvögeln und 5—10 wahrscheinliche Fälle liegen vor. Es kann jedoch auch ein anderes Paar zur Zeit der zweiten Brut anwesend sein, es kann ein ♂ mit einem anderen ♀ (Anhang II) und es kann ein ♀ mit einem anderen ♂ eine zweite Brut machen. Meistens war in solchen Fällen die Vorgeschichte des zweiten Vogels nicht bekannt. Bei Arten, die zwei Bruten in einer Saison machen können, verwischt sich das Konzept noch mehr durch das häufige Auftreten von Nachgelegen nach dem Verlust einer Brut. Ein Teil der Dorngrasmücken macht jedoch ohne Zweifel nur eine Brut. In so gelagerten Fällen verliert meines Erachtens das Konzept der Zweitbrut weitgehend seinen Sinn, es ist ein Schema, das sich wenig mit der Wirklichkeit deckt.

Eine populationsbiologisch wichtigere Kennziffer wäre die Zahl der Bruten und Brutversuche auf die in einem Testgebiet während einer Brutphase anwesenden adulten ♂ und ♀. Diese Kennziffer kann nur aus einer intensiven Studie ermittelt werden. Das vorliegende Material reicht zu ihrer Errechnung nicht voll aus, da nicht alle Bruten gefunden wurden.

Um die Dauer eines einzelnen Brutzyklus zu bestimmen, muß man die Dauer der einzelnen Teilphasen kennen.

Der Nestbau geschieht im wesentlichen durch das ♂ allein. Zeitgeber wie Wetterfaktoren und psycho-physiologische Kondition beeinflussen die Dauer merklich. Gewöhnlich baut das ♂ ein Nest in etwa drei Tagen, sehr oft noch bevor ein ♀ eintrifft. Es versucht dann, ein ♀ anzulocken. Das ♀ beteiligt sich (immer?) etwas an der Fertigstellung, vor allem an der Auskleidung der Mulde. Da der Nestbau für die erste Brut nicht nach, sondern oft vor der Verpaarung stattfindet und die Zeit bis zum Eintreffen des ♀ variabel ist, ist es hier besser, die Dauer der ersten Phase vom Zeitpunkt des Eintreffens eines ♂ bis zur Ablage des ersten Eies zu bemessen. Diese Zeit variiert in 15 Fällen (1947 und 1948) von 5 bis zu 35 Tagen: D_8 (1947) 14,9 und D_7 (1948) 15,3 im Mittel beträgt sie also ungefähr 15 Tage. Das Gelege der ersten Brut besteht in der Regel aus 5 oder 6 Eiern. Die Brutdauer war in 11 Fällen (1947, 1948, 1951) 7 mal 11 und 4 mal 12 Tage (nur auf einen vollen Tag genau ermittelt). Die Hockzeit der Jungen im Nest betrug 3 mal 9, 1 mal 10, 1 mal 11, 1 mal 9—10, 1 mal 10—11 Tage. Die Werte für die Hockzeit sind wahrscheinlich durch öftere Kontrollen und durch Beringung der Nestjungen, also durch wiederholte Beunruhigung, beeinflußt und stellen Minimalwerte dar. Ein Durchschnitt von 10 Tagen wird für ungestörte Bruten ungefähr zutreffen.

Die Gesamtdauer der ersten Brut bis zum Ausfliegen der Jungen beträgt bei 5 oder 6 Eiern und Brutbeginn beim vorletzten Ei demnach als Richtwert 39 bis 40 Tage vom Eintreffen des ♂ im Territorium an. Das durchschnittliche Datum des ersten Eies für die ermittelten 15 Fälle (1947 11,5 und 1948 12,1) liegt für beide Jahre ungefähr am 12. Mai[2]). Vom Erscheinen des ersten Eies an dauert ein Brutzyklus bis zum Ausfliegen der Jungen 24—25 Tage, also vom 12. Mai bis zum 5. oder 6. Juni.

Die zweite Brut kann unmittelbar nach dem Ausfliegen der ersten einsetzen. Selbst bei einer Aufenthaltsdauer von nur 75 Tagen im Brutterritorium haben die Vögel Zeit, eine zweite Brut aufzuziehen.

Der Abstand vom Ausfliegen der ersten Brut bis zum Erscheinen des ersten Eies der zweiten beträgt in vier Fällen 4, 5 (+1), 6±1, 12 Tage.

Bei der ersten Brut lösen sich ♂ und ♀ regelmäßig beim Bebrüten des Geleges ab. Das ♂ deckt zeitweilig das Gelege, obwohl es keinen Brutfleck hat. Beide Eltern beteiligen sich an der Fütterung der Nestjungen. Nach dem Ausfliegen der ersten Brut kann das ♂ sogleich mit dem Bau eines neuen Nestes beginnen, ja schon einige Tage vorher. Das Nest wird in

[2]) Die Berechnung gilt nur als Ausgangsdatum für die Ermittlung der Dauer eines Brutzyklus, nicht als durchschnittlicher Termin für das Erscheinen des ersten Eies in der Population.

drei, längstens vier Tagen fertiggestellt. Das ♀ belegt es und übernimmt in diesem Fall die Bebrütung allein, während sich das ♂ der Führung der ersten Jungen bis zum Erreichen der Selbständigkeit widmet. Sind die Jungen der zweiten Brut geschlüpft, kann das ♂ sich wieder an deren Aufzucht beteiligen, da die ersten Jungen mittlerweile unabhängig geworden sind.

Ein ♀ kann bei Verlust des ♂ eine Brut vom Gelege ab allein aufziehen. Ein ♂ kann das nicht, es verläßt die Brut nach dem Tode des ♀.

Wenn man als Abstand vom Ausfliegen der ersten Brut bis zum ersten Ei der zweiten 10 Tage einsetzt und weitere 25 Tage bis zum Ausfliegen der zweiten Brut rechnet, so kann die Gesamtdauer vom Eintreffen des ♂ im Territorium bis zum Ausfliegen der zweiten Brut mit etwa 75 Tagen veranschlagt werden, im Einzelfall sind es mehr oder noch etwas weniger. Die Zeit des Aufenthalts der Dorngrasmücken im Brutgebiet reicht jedenfalls, wenn keine Komplikationen eintreten, zur Aufzucht von zwei Bruten gut aus (Tab. 3).

Nur ein Teil der Individuen macht nach einer erfolgreichen Brut eine zweite. Es bleibt festzustellen, wie groß der Anteil zweiter Bruten in verschiedenen Gegenden ist. Soweit es sich sagen läßt, zeitigen jedoch alle ♀ ein Ersatzgelege, wenn die erste Brut verlorengeht, und manche gegebenenfalls noch ein zweites Ersatzgelege.

Diskussion

1. Wenn das Emberiziden-Modell der Territorialität (S. 310), wie ich es einmal nennen will, darin besteht, daß in einer Brutpopulation je ein ♂ und je ein ♀ für die Dauer einer Brutphase ein Paar bilden und auch bei mehreren aufeinanderfolgenden Bruten zusammen Junge aufziehen, so unterscheidet sich das hier demonstrierte Modell von *Sylvia communis* dadurch, daß ein Teil der ♂ sich nacheinander (nicht gleichzeitig) mit zwei ♀ verpaart und ein Teil der ♀ nacheinander mit zwei ♂. Im ersten Fall entstehen aus n die Population zusammensetzenden ♂ und m ♀ in einer Saison:

(1) $$\frac{n + m - |n - m|}{2} = P_1$$

Paare, wenn die maximal mögliche Zahl von Paaren gebildet wird[3]).

Das heißt, unter der Voraussetzung der Monogamie ist die mögliche Zahl der Paare gleich dem absolut kleineren Wert, also gleich n, wenn die Population weniger ♂ enthält, gleich m, wenn sie weniger ♀ enthält.

[3]) | n—m | bedeutet den absoluten Betrag der Differenz, unabhängig vom Vorzeichen.

Im zweiten Fall ist die Zahl der in einer Saison aus n ♂ und m ♀ entstehenden Paare (P) größer als nach (1):

$$P_2 > P_1$$

und (2) $$\frac{n + m - |n - m|}{2} + x \cdot n = P_2$$

wenn x der prozentuale Anteil der sich neu verpaarenden ♂ ist, wobei

$$x \cdot n = y \cdot m,$$

wenn y der prozentuale Anteil der sich neu verpaarenden ♀ ist.

Diese verschiedenen Verhaltensmodelle haben zur Folge, daß populationsgenetisch gesehen im *Sylvia-communis*-Fall gegenüber dem Emberiziden-Fall die Durchmischung des Gen-Pool der Art bei gleicher Anzahl von ♂ und ♀ größer ist (da $P_2 > P_1$). Die gleiche Ausgangszahl von Individuen, die sich verpaaren, liefert im Dorngrasmücken-Modell in einer Brutsaison ein größeres Reservoir an Variabilität durch Neukombination als im Emberiziden-Modell. Aus diesem Grunde könnte bei gleichen Bedingungen das Dorngrasmücken-Modell evolutionistisch günstiger sein.

2. Das Ergebnis dieser Untersuchung ist von Bedeutung auch für den Fragenkreis der Bestimmung der Siedlungsdichte von Vögeln.

Die Methodik der Bestandsaufnahme durch Registrieren der auf Kontrollgängen in einem Testgelände wahrgenommenen Exemplare beruht auf der Konzeption des Emberiziden-Modells der Territorialität. Eine gewisse Konstanz der Territorien während einer Brutphase wird angenommen. Aus den Standorten der beobachteten Individuen an verschiedenen Kontrolltagen wird eruiert, ob es sich in zweifelhaften Fällen um das gleiche oder um zwei Exemplare handeln mag. Dieser Vorgang führt, wie die Tabellen 1, 2 und 3 zeigen, im Fall des Dorngrasmücken-Modells wahrscheinlich eher zu falschen als zu richtigen Ergebnissen. Das unstabile Verteilungsmodell wird bei Kontrollen nach dem angegebenen Modus sich um so mehr dem viel zu hohen Wert der Spalte 1 (Tab. 1 und S. 310) annähern, je mehr und je besser über die Brutsaison verteilte Kontrollgänge gemacht werden.

Die sehr unterschiedliche Auffälligkeit der Dorngrasmücken ♂ je nach ihrer Phasenlage im Fortpflanzungszyklus macht es andererseits höchst unwahrscheinlich, bei Beschränkung auf wenige Kontrollgänge zu einem richtigeren Ergebnis zu kommen. Am sichersten erfaßt werden auf Kontrollgängen zweifellos die zur Zeit der Kontrolle gerade ledigen ♂, während z. B. Nestjunge fütternde Paare sich oft sehr unauffällig und still benehmen.

Es wäre für Untersuchungen über die Siedlungsdichte von Vögeln wichtig, erstens zu wissen, welche Arten eine Populationsstruktur vom Dorngrasmücken-Modell aufweisen, und zweitens eine zu brauchbaren Siedlungsdichte-Werten führende Kontrollmethode für solche Fälle zu erarbeiten.

Summary

Some structural details of a local breeding population of the Common Whitethroat in Bavaria are discussed, based on a population study between 1947 and 1951, with additional observations from 1952—1954.

Data on size of territories and territorial behaviour in the species are briefly summarized.

The territorial system of the Common Whitethroat is of a different type than that in other well known passerines, especially in Emberizidae.

In the Common Whitethroat there is no long time constancy of territorially distributed pairs throughout the breeding season. In spite of the strongly territorial habits of individual males instability, restlessness, and vagrancy are characteristic features of a population during the breeding season.

As a consequence there are many more territories occupied in a given area during the season as a whole than there are breeding pairs or single males simultaneously at any spell of time (table 1).

Many pairs separate, others are newly formed throughout the season. Especially after failures of breeding attempts a notable number of males and nearly all the females give up their former territories and settle elsewhere, where they may find new mates.

Several males, and even pairs occupy a territory for about 100 days, during the whole season, others change territories after less than 10 days (table 3). The number of simultaneously occupied territories changes remarkably in the course of the season (table 2).

Nevertheless, together with this kind of instability, a trend of conservative attachment to a chosen territory exists in a breeding population of Common Whitethroats, especially in the males.

Unmated males (and certainly also females) usually make up a considerable part of the population. These birds result from first year individuals, partly breeding late in the season, and mainly from separated pairs. For unmated males the mean time of staying on a territory was 20 days. Unmated males can easily be recognized by their high daily output of song and other behavioural features.

The concept of single and double brooded species is criticized in the example of Sylvia communis. The author feels, that in the case of breeding populations of the Whitethroat-type a more important figure would be the number of broods and breeding attempts in relation to males and females present on the study area, than is the pigeonholing under "single versus double brooded".

About 75 days from the date of the males arrival on the breeding territory are enough time to accomplish two broods until fledging of the second young.

Only part of the individuals in the population makes a second brood, when one brood has successfully been raised. But probably every female produces a replacement clutch, when the first attempt failed.

Possible evolutionary consequences of the Whitethroat-model of territoriality versus the Embericine-model are discussed. The first theoretically produces a larger amount of new gene-combinations during each season.

The existence of unstable breeding populations of the Whitethroat-type poses difficulties in censusing the number of pairs in a breeding population of this type.

Literatur

Diesselhorst, G. (1957): Drei Bruten bei einer Dorngrasmücke. — Vogelwelt 78, p. 102—103.

Siefke, A. (1962): Dorn- und Zaungrasmücke. Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg-Lutherstadt.

Anhang

I. Ein Paar macht zwei Bruten im gleichen Territorium

1. Fürstenfeldbruck, 1948. 11 M, 24 F. Sicher.
 1. Brut: 1. Ei am 11. 5. Verlust zwischen 30. 5. und 3. 6.
 2. Brut: 1. Ei am 28. 6. Teilerfolg

2. Fürstenfeldbruck, 1947 V 3. Wahrscheinlich (ad. bei 2. Brut ber.).
 1. Brut: 1. Ei am 6. 5. Erfolgreich, ausgeflogen 28. 5.
 2. Brut: 1. Ei am 1. 6. Erfolgreich, ausgeflogen vor 25. 6.

3. Fürstenfeldbruck, 1951. ♀, ♂ V 46. Sicher.
 1. Brut: 1. Ei etwa am 11. 5. Erfolgreich, ausgeflogen vor 10. 6.
 2. Brut: 1. Ei am 15. 6. Erfolgreich

4. Fürstenfeldbruck, 1951. ♂, ♀ V 36. Sicher.
 1. Brut: 1. Ei etwa 14.5. Erfolgreich, ausgeflogen 7. 6.
 2. Brut: 1. Ei am 20. 6. Erfolgreich, ausgeflogen 15. 7.

5. Fürstenfeldbruck, 1951. ♂, ♀ V 2. Sicher.
 1. Brut: 1. Ei etwa 16. 5. Erfolgreich, ausgeflogen vor 13. 6.
 2. Brut: 1. Ei am 21. 6. Verlust 7.—8. 7.

6. Fürstenfeldbruck, 1951. ♂, ♀ V 29. Sicher.
 1. Brut: 1. Ei etwa 25. 5. Erfolgreich
 2. Brut: 1. Ei am 26. 6. Verlust 6.—8. 7.

II. Ein Männchen brütet im gleichen Territorium nacheinander mit zwei Weibchen

7. Memmingen, 1953. ♂ H 171 972. Sicher.
 1. Brut: ♀ H 171 971, 1. Ei etwa 24. 5. Erfolgreich
 2. Brut: ♀ unberingt, 1. Ei etwa 5. 7. Verlust

8. Fürstenfeldbruck, 1947. Wahrscheinlich (♂ unberingt).
 1. Brut: ♀ K 12 908, 1. Ei etwa 7. 5. Verlust 23.—25. 5.
 2. Brut: ♀ H 1 958, 1. Ei am 7. 6. Verlust

9. Fürstenfeldbruck, 1947. Wahrscheinlich (♂ unberingt).
 1. Brut: ♀ K 12 906, 1. Ei am 15. 5. Erfolgreich, ausgeflogen 9. 6.
 2. Brut: ♀ H 4 078, 1. Ei am 16. 6. Vermutlich Verlust

III. Umsiedlung des Männchens

10. Fürstenfeldbruck, 1951. ♂ H 84 056.
 1. Brut: 1. Ei am 18. 5. Verlust vor 25. 5. } im gleichen
 2. Brut: 1. Ei etwa 26. 5. Verlust 11.—14. 6. } Revier
 3. Brut: 1. Ei etwa 20. 6. Erfolgreich: 200 m entfernt
 Umsiedlung über 200 m.

11. Fürstenfeldbruck, 1951. ♂ H 84 065.
 1. Brut: 1. Ei am 18. 5. Verlust?
 ledig: Nestbau 1. 7., beobachtet bis 7. 7.: 900 m entfernt
 Umsiedlung über 900 m.

12. Fürstenfeldbruck, 1948. ♂ 3 M.
Umsiedlung über 200 m in anderes Territorium nach Verlust einer Brut mit unberingtem ♀ zwischen 19. und 27. 5. Brut im neuen Revier mit unberingtem ♀

13. Memmingen, 1953. ♂ H 171 952.
Umsiedlung über 250 m, beobachtet am 8. 7., nach erfolgreicher Brut (vgl. 14.).

IV. Ein Weibchen brütet nacheinander mit zwei Männchen

14. Memmingen, 1953. ♀ H 171 992. Sicher.
1. Brut: ♂ H 171 952, 1. Ei etwa 18. 5. Erfolgreich
2. Brut: ♂ unberingt, 1. Ei am 2. 7. Verlust
50 m vom alten Revier entfernt.

15. Memmingen, 1953. ♀ H 186 801. Sicher.
1. Brut: ♂ H 171 966, 1. Ei am 30. 5. Verlust 7. 6.
2. Brut: ♂ unberingt, 1. Ei am 19. 6. Verlust 9. 7.
Umsiedlung des ♀ über 500 m.